



# Symbiose et classification chez les insectes, l'école de Buchner (1886-1978)

Olivier Perru

## ► To cite this version:

Olivier Perru. Symbiose et classification chez les insectes, l'école de Buchner (1886-1978). Peut-on classer le vivant ? Linné et la systématique aujourd'hui, Belin, pp.81-89, 2008. hal-00981763

**HAL Id: hal-00981763**

**<https://hal.science/hal-00981763>**

Submitted on 5 Apr 2016

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Symbiose et classification, l'école de Buchner (1886-1978).

Olivier PERRU  
Université Lyon 1 (LIRDHIST).

## Introduction.

Paul Buchner (1886-1978) est né à Nuremberg en 1886. Il étudia la zoologie à l'Université de Munich où il passa sa thèse. Goldschmidt fut le directeur de recherches de Buchner, il eut à juger sa dissertation doctorale intitulée *Das Akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Reduktion*<sup>1</sup>.

Après sa thèse, Buchner passa une année de stage à la Station zoologique de Naples où il découvrit à la fois la beauté de la baie de Naples et de l'île d'Ischia (où il élira domicile beaucoup plus tard), et l'étrangeté du monde de la symbiose. A Naples, Paul Buchner a suivi les cours d'Umberto Pierantoni<sup>2</sup>, sur la symbiose chez les insectes suceurs comme les pucerons et les Homoptères en général. Il a sans doute aussi découvert à cette époque la symbiose chez les Céphalopodes marins et le phénomène de la bioluminescence, autre sujet d'étude de Pierantoni. C'est sans doute à Pierantoni que Buchner doit sa vocation d'étude de la symbiose chez les insectes. A l'époque, l'organe des symbiotes intracellulaires (appelé à cette époque mycétome et aujourd'hui symbiocosme) avait déjà été découvert, mais à la suite de Pierantoni et de Karl Sùlc, Buchner y consacra de fructueuses recherches. En effet, ces deux chercheurs publièrent en 1909 des travaux sur la symbiose, respectivement chez les Aphidiens et chez *Pseudococcus citri* pour Pierantoni, chez les cigales pour Sùlc. Le pseudovitellus était définitivement identifié en tant qu'organe symbiotique et Sùlc introduira en 1910 le terme de mycétome<sup>3</sup>. Anton Koch considère que ces découvertes ont attiré l'attention du jeune zoologiste qu'était Paul Buchner et que cela l'incita à étudier le vaste champ de l'endosymbiose héréditaire<sup>4</sup>. Buchner entreprit dès les années 1910 les observations systématiques de l'endosymbiose dans de nombreuses classes et familles d'insectes et il démarra l'œuvre de sa vie, d'abord sous formes de publications dans des revues scientifiques, puis sous forme d'un livre, trois fois enrichi de recherches nouvelles, remanié et réédité.

---

<sup>1</sup> SAPP J., 2002, *op. cit.*, p. 145. Traduction française : « Le chromosome accessoire dans la spermatogenèse et l'ovogenèse chez les Orthoptères, avec une réflexion sur la réduction ». Cette soutenance de thèse eut lieu en 1909, l'étude des chromosomes et de leur transmission chez les insectes était alors à l'ordre du jour des recherches des généticiens, Goldschmidt et ses étudiants en Allemagne, mais aussi Morgan et son équipe aux Etats-Unis.

<sup>2</sup> Umberto Pierantoni (1876-1959) fut chercheur et Professeur à Naples, en particulier à la Station Zoologique de Naples. Vers 1910, il travaillait sur les bactéries symbiotiques des Coccidés et fut l'un des deux chercheurs qui découvrirent que le pseudovitellus des homoptères était en réalité un organe symbiotique. Buchner rapporte en 1930, des travaux de Pierantoni sur la généralisation du phénomène de symbiose dans les cellules nourricières des œufs d'amphibiens, d'oiseaux ou de poissons (Cf. PERRU O., 2003, *De la société à la symbiose*, p. 189).

<sup>3</sup> Ces informations se trouvent de façon succincte dans le texte de SAPP J., 2002, *op. cit.*, p. 146. Le même auteur précise ailleurs que « quelques années plus tard, Buchner remplaça Goldschmidt dans sa charge de conservateur » (SAPP J., 1994, *op. cit.*, p. 111).

<sup>4</sup> KOCH A., 1967, *op. cit.*, p. VI.

Buchner retourna donc à l'Université de Munich en 1910, en qualité d'assistant de Richard Hertwig. Il fut habilité en 1912 et il devint bientôt responsable puis conservateur des collections scientifiques de l'Etat de Bavière, en tant que successeur de Goldschmidt. Au plan scientifique, il étudia les symbiotes intracellulaires des insectes piqueurs-suceurs (Aphidiens, Psyllidés, Coccidés, Aleurodes, Cigales,...), il découvrit leur transmission héréditaire par voie trans-ovarienne, les cellules et les organes qui les abritent (appelés à l'époque, « mycétocytes » et « mycétomes »)<sup>5</sup>. Ainsi, il posait la pierre angulaire de l'édifice que serait l'étude de la symbiose, « édifice qu'il allait construire pierre après pierre »<sup>6</sup>. D'autres aspects particulièrement novateurs de son œuvre sont la découverte de l'existence de deux ou trois espèces différentes de symbiotes chez certains insectes, et l'hypothèse de l'existence d'enzymes synthétisés par les microbes en vue de la digestion de certains nutriments que l'insecte ne pourrait pas assimiler seul.

En 1919, Buchner, toujours à l'Institut zoologique de Munich fait paraître le second article des « Studien an intrazellularen Symbionten » sur la symbiose chez les Aleurodes<sup>7</sup>. Il s'agit d'éclaircir le point de vue du « transfert » des symbiotes dans l'œuf et « leur comportement lors du développement embryonnaire » ; d'emblée, Buchner évoque les « nombreuses questions non résolues » du texte de 1912<sup>8</sup>. Il cite les différents auteurs de la décennie 1910 qui ont enrichi l'étude de la symbiose quant à la fonction des organismes symbiotiques, à leur expression dans la morphologie et le développement de l'hôte<sup>9</sup>.

Pour aborder les Aleurodidés, Buchner évoque les quelques notes du texte de 1912 sur les relations d'infection de l'hôte par le symbiote en indiquant la nécessité alors apparue d'entreprendre toute une recherche à partir de différentes espèces d'Aleurodes, parasites de divers arbres. Après avoir résumé en quelques lignes le comportement infectieux général des Homoptères par le passage du symbiote libre à l'œuf,

---

<sup>5</sup> Dans les premières années, on trouve les publications suivantes :

BUCHNER P., 1911, « Über intrazelluläre Symbionten bei zuckersaugenden Insekten und ihre Vererbung », *Sitzber. Ges. Morphol. Physiol. München*, pp. 89-96.

Il s'agit d'un rapport fait le 13 juin 1911 à la Société de Morphologie et de Physiologie de Munich. Depuis lors, Buchner engagea un travail presque ininterrompu sur ce sujet.

Cf. KOCH A., *op. cit.*, p. 9.

BUCHNER P., 1912, « Zur Kenntnis der Aleurodes-Symbionten », *Sitzber. Ges. Morphol. Physiol. München*, pp. 1-6.

BUCHNER P., 1912, « Studien an intrazellulären Symbionten, 1 : Die Symbionten der Hemipteren », *Arch. Protistenkunde*, 25, pp. 1-113.

<sup>6</sup> KOCH A., 1951, *op. cit.*, p. 9.

<sup>7</sup> BUCHNER P., 1919a, « Studien an intrazellulären Symbionten, II. Die Symbionten von Aleuroden, ihre Übertragung in das Ei und ihr Verhalten bei der Embryonalentwicklung », *Archiv für Protistenkunde*, 39, pp. 34-61.

<sup>8</sup> Il s'agit de « Studien an intrazellulären Symbionten, I », *op. cit.*

BUCHNER P., 1919a, *op. cit.*, p. 34.

<sup>9</sup> Les auteurs cités sont Hirschler, Pierantoni, Breest, Buchner. Nous n'insisterons pas sur les apports de Buchner entre 1912 et 1919, il est largement cité dans toute notre étude. Le texte de Breest (déjà cité dans cet ouvrage) porte sur la transmission des symbiotes chez les Coccidés et chez les Psyllidés. Les textes de Pierantoni ont été cités sauf : PIERANTONI U., 1914, « Studi sullo sviluppo d'Icerya purchasi Mark. III. Osservazioni di embriologia », *Archivio zoologico*, vol. 7.

Le texte de Hirschler (étudiant de Buchner) concerne des recherches embryologiques sur les Aphidiens, parues dans le tome 100 de *Zeitschrift für wissenschaftliche zoologie*, en 1912.

En 1919, Buchner fit paraître un autre article, beaucoup plus synthétique et intitulé « Rassen – und Bakteroidenbildung bei Hemipterensymbionten »<sup>10</sup>. Cette synthèse n'apporte pas de nouveaux éléments quant à la physiologie de l'hôte mais elle cherche à décrire les symbiotes en les rapprochant des bactéries. C'est une nouveauté. L'auteur y écrit : « Pierantoni désigne les symbiotes d'*Icerya* comme étant des saccharomycètes et il pense seulement à la possibilité qu'il puisse s'agir de bactéries »<sup>11</sup>. A ce moment, Buchner décrit les mycétomes de *Pseudococcus citri* et de *Pseudococcus adonidum*, il conclut à l'existence, chez *Pseudococcus adonidum*, de « bâtonnets » et de « petits fils » qui le font penser à des bactéries entrain de se multiplier. Le problème était donc complexe à résoudre dans le contexte instrumental et expérimental de l'époque et diverses formes bactéroïdes avaient été décrites dans les mycétomes des Hémiptères. Le stade de la description du zoologiste de Munich est essentiel pour la raison suivante : il s'agit d'une rectification fondamentale dans l'appréciation de la nature du symbiote. Les Coccidés possèderaient des symbiotes qui « correspondent morphologiquement aux bactéroïdes des Légumineuses »<sup>12</sup>. On parlera désormais de bactéries symbiotiques et il s'agit déjà d'évaluer la diversité des formes présentes chez les Cicadoïdés<sup>13</sup>. Il a donc fallu une dizaine d'années au moins avant que l'on comprenne que les mystérieuses levures apparentées aux *Saccharomyces* n'en n'étaient pas, et que les mycétocytes étaient en réalité des bactériocytes ; il faudra encore du temps pour que cela passe dans les noms scientifiques utilisés et pour que le mycétome soit plutôt dénommé bactériome.

Une première classification est donc élaborée et ces insectes vont offrir un champ de recherche fécond qui donnera lieu à une première réalisation dans la publication de 1925. En 1919, l'auteur se contente de systématiser sept cas différents chez les Homoptères :

- « 1. Un bacille unique dans un mycétocyte (*Orthezia*) ou dans un mycétome (*Pseudococcus adonidum*) »,
- « 2. Une forme bactéroïde unique dans un mycétome (certains Coccidés) »,
- « 3. Un bacille + une forme bactéroïde  $\alpha$  dans des mycétomes séparés (*Tettigonia viridis*) »,
- « 4. Une forme bactéroïde  $\alpha$  + une forme bactéroïde  $\beta$  dans des mycétomes séparés (*Pytelus*, *Tomaspis*) »,
- « 5. Une forme bactéroïde  $\alpha$  + une forme bactéroïde  $\beta$  dans un mycétome unifié de façon lâche ou au contraire, constitutive de l'organe (*Aphrophora*, Psyllidés, Cicadidés) »,
- « 6. Une forme bactéroïde unique dans un mycétome et une forme accessoire de levure symbiotique dans le corps gras (*Cicada orni*, *Macropsis*) »,
- « 7. Une forme bactéroïde  $\alpha$  +  $\beta$  + un symbiote accessoire semblable à *Azotobacter* (*Aphalara* ?) ».

<sup>10</sup> BUCHNER P., 1919b, « Rassen – und Bakteroidenbildung bei Hemipterensymbionten », *Biologisches Zentralblatt*, 39, pp. 38-46.

<sup>11</sup> BUCHNER P., 1919b, *op. cit.*, p. 42.

<sup>12</sup> BUCHNER P., 1919b, *op. cit.*, p. 42.

<sup>13</sup> Cf. BUCHNER P., 1919b, *op. cit.*, p. 42.

Cette description de 1919 donnera lieu à des travaux de recherche très minutieux pendant une vingtaine d'années en vue de systématiser la nature des associations et la forme du ou des organes symbiotiques chez les Hémiptères.

## **1 - Les progrès dans la connaissance des endosymbioses chez les Cicadés : les travaux de Paul Buchner.**

En 1925, Paul Buchner fit paraître une très vaste étude des symbioses chez les Cicadés<sup>14</sup>. Nous nous intéresserons ici aux derniers paragraphes dans lesquels l'auteur envisage la diversité des types d'associations et d'organes symbiotiques. La classification se fait d'abord selon les organes symbiotiques, en 8 séries différentes<sup>15</sup>. Le premier cas est celui où les bactéries ne sont pas dans un organe symbiotique mais dans la lumière intestinale (1, cas des seuls Typhlocybinés). Les symbiotes peuvent se trouver aussi dans le corps gras ou dans un organe spécifique entouré par le corps gras : complexes de cellules, uniques ou géminés (2). D'après Buchner, selon les connaissances de 1925, il peut exister des mycétomes géminés, avec un autre symbiote (levure) répandu dans le corps gras sous forme diffuse ou dans des complexes de cellules (3, cas des Jassidés). Les mycétomes géminés peuvent aussi être accompagnés de symbiotes présents dans l'épithélium intestinal (4). On trouve aussi parfois « deux mycétome géminés, plus ou moins lâches, sans épithélium commun »<sup>16</sup>. Il s'agit apparemment d'un des types les plus répandus, la classification se fait selon des critères de forme des deux mycétomes et elle englobe des genres comme *Tomaspis*, *Aphrophora*, *Tettigoniella* (5). Avec la sixième catégorie, l'auteur introduit un deuxième critère de classification, celui du nombre d'espèces de symbiotes : il peut exister un mycétome géminé avec deux espèces (6) ou trois espèces de symbiotes (7). Enfin, la dernière catégorie comprend les genres qui présentent un organe rectal avec un mycétome annexe et de un à trois mycétomes plus étendus.

Après cette synthèse qui suppose de très nombreuses observations dans la plupart des espèces de Cicadés connues alors, l'auteur écrit un paragraphe synthétique intitulé « System und Symbiose », il y donne les motivations de sa recherche. Il écrit : « L'une des attentes qui m'ont poussé à entreprendre des recherches sur la symbiose chez les Cicadés, avec des objets si nombreux, fut d'obtenir des informations à leur sujet, de voir dans quelle mesure ce système multiforme déjà organisé pouvait s'accorder avec les nombreuses et diverses formes particulières de symbiose »<sup>17</sup>. A la suite de la description des divers organes et formes de la symbiose chez les Cicadés, l'auteur rappelle que, « d'une part, les structures des symbioses coïncidaient fortement avec des familles et des sous-familles particulières mais, d'autre part, que l'on se heurtait à une série de différences apparemment contraires à cet ordre »<sup>18</sup>. Dans

---

<sup>14</sup> BUCHNER P., 1925, « Studien an intrazellularen Symbionten, 5, Die symbiontischen Einrichtungen der Zikaden », *op. cit.*

<sup>15</sup> Cf. BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, pp. 216-217.

<sup>16</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 217.

<sup>17</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 218.

<sup>18</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 218.

cette enquête sur les Cicadés comme dans d'autres recherches, le projet de Buchner est donc de suivre pas à pas la découverte des complexes symbiotiques, de démontrer la divergence et enfin, d'en rechercher une explication.

Buchner poursuit son texte avec la fastidieuse énumération des types de mycétomes, reprise ici par famille. Dans notre perspective, cela n'a pas grand intérêt, si ce n'est de confirmer l'optique morphologique de Buchner qui cherche, en définitive, à classer les espèces symbiotiques selon le nombre et la forme des mycétomes. Allons directement à la conclusion de cette systématisation. Buchner écrit : « Ayons une vue d'ensemble sur les résultats obtenus, il ne peut y avoir aucun doute quant au fait que les dispositifs de la symbiose et l'organisation systématique chez les Cicadés, se recouvrent à un degré surprenant »<sup>19</sup>. Il pourrait presque y avoir une détermination des espèces par les caractéristiques du complexe symbiotique associé, alors que le premier tableau (de l'observation des types de complexes symbiotiques vers les familles et les genres d'insectes) laissait subsister un certain doute, en impliquant des espèces d'une même famille dans des séries distinctes (on trouve une espèce d'*Aphrophora* dans la série 5 et une autre dans la série 7, par exemple). En reprenant ce tableau à l'envers, c'est-à-dire des genres et des familles vers le complexe symbiotique leur correspondant, Buchner constate ceci : « Non seulement, chaque famille possède son organe spécifique mais encore les sous-familles particulières se distinguent en partie de façon nette, comme chez la plupart des Jassidés (...), en partie de façon graduée par des signes distinctifs et en faisant ressortir leur tendance commune, comme chez les Cixiidés ou les Cicadidés. Et finalement, le caractère essentiellement différent des Cicadoïdés et des Fulgoroïdés ressort bien, tandis que les formes des mycétomes qui se développent comme elles veulent dans une super-famille, sont limitées dans l'autre »<sup>20</sup>. Et l'auteur donne des exemples d'organes symbiotiques particulièrement développés chez telle ou telle famille et significatifs de cette famille.

Cet ensemble de conclusions est sans doute le sommet de l'article. Il correspond bien à l'intention de recherche systématique et morphologique de Paul Buchner, qui recherche à classer les symbioses comme on classe les espèces et qui ne peut être que satisfait s'il trouve les indices d'une bonne correspondance entre ces deux classifications, ici chez les Cicadés. Le paragraphe suivant concerne la transmission des symbiotes<sup>21</sup>. « La forme spécifique du passage dans les cellules reproductrices est très homogène. Il s'agit tout d'abord d'une infection du follicule, puis d'un passage des symbiotes dans un espace intermédiaire entre le follicule et la cellule de l'œuf et finalement, de l'entrée proprement dite dans l'œuf lui-même. La zone du follicule qui doit être infectée, se situe toujours immédiatement à l'arrière de l'œuf. Les cellules de cette zone se sont développées fortement, de manière réitérée et adaptée, avant même l'entrée des symbiotes... ». Buchner reprend ici l'étude qu'il a déjà faite pour d'autres catégories d'Homoptères. Il identifie la zone de réception des symbiotes dans ces cellules riches en plasma qui se situe au dessus des cellules folliculaires habituelles.

---

<sup>19</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 223.

<sup>20</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 223.

<sup>21</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, pp. 225-236.

« Ainsi, on peut affirmer qu'il s'agit ici d'une zone de réception déjà préparée. Sell a trouvé quelque chose de semblable sur le follicule des Aphidiens vivipares, avant l'infection de l'embryon »<sup>22</sup>. Outre la question de la zone d'infection, Buchner cherche à décrire le phénomène de transmission et d'élaboration du mycétome et le devenir des symbiotes. Quelques particularités ou exceptions sont décrites notamment chez *Cixius*, *Aphrophora*<sup>23</sup>, ou encore *Tettigoniella*<sup>24</sup>.

En conclusion, l'auteur considère que le fait que « tous les Cicadés aient trouvé leurs symbiotes ne peut pas nous paraître très étonnant »<sup>25</sup>. Le monde des micro-organismes englobe des formes innombrables. Les Typhlocybinés (où les symbiotes sont situés dans la lumière intestinale) donnent un exemple de première importance de la colonisation de l'hôte par les symbiotes. « La conformité ou la ressemblance que nous avons établies seulement à l'intérieur de quelques associations systématiques, peut par contre, nous faire remonter à chacune des formes ancestrales, en rendre compte sans difficulté »<sup>26</sup>. Apparemment, on trouverait ici une allusion de Buchner à la possibilité d'établir un arbre généalogique et évolutif des Cicadés à la lumière de leurs associations symbiotiques. C'est rare chez lui de trouver ces allusions aux formes ancestrales ; on ne trouve que peu de référence aux théories de l'évolution dans l'œuvre de Buchner, il donne presque l'impression d'être fixiste. Le projet de dresser un arbre phylogénétique des associations symbiotiques des Cicadés est justement ce que tentera de réaliser son élève et successeur dans cette tâche, le professeur Hans Joachim Müller. Buchner écrit à ce sujet : « Que les associations symbiotiques soient au moins en partie très récentes, c'est ce que montrent les observations que nous avons faites concernant des organisations imparfaites telles que les invasions d'un organisme par des semi-parasites ou des parasites. Ces cas se rapprochent de façon intéressante de [ce qu'on observe chez] les Cicadidés, et ici particulièrement chez les Cercopidés et les Membracidés, pendant que chez les Fulgoridés, nous découvrons les formes symbiotiques les plus anciennes des Cicadés et également ceux chez qui la plus longue stagnation s'est produite au cours de l'histoire phylogénétique. [Chez ceux-ci], on a donc d'une part, les organisations les plus compliquées et le nombre de symbiotes le plus élevé, d'autre part, aucune imperfection d'aucune sorte dans l'élaboration de l'organe »<sup>27</sup>. Ainsi Buchner cherche-t-il à évaluer les différences reconnues chez les Cicadés et à les resituer dans une histoire biologique de la symbiose. Ce qui est un préliminaire aux travaux de Müller est qu'il admet que le nombre, le type et l'espèce des symbiotes varient beaucoup. Ainsi, chez *Aphrophora*, Buchner remarque qu'à côté des trois symbiotes, il existe une quatrième forme, une bactérie qu'il qualifie de parasite. Admettant cette variation et relisant le paragraphe sur la comparaison entre les Fulgoridés, d'un côté, les Membracidés et les Cercopidés, d'un autre, on reconnaît la division des Cicadés entre Fulgoroïdés et Cicadoïdés du point de vue du type et du nombre des symbiotes. Du côté des Fulgoroïdés, on a le plus grand nombre des symbiotes (jusqu'à 5) et une plus grande stabilité

---

<sup>22</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 225.

<sup>23</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 228.

<sup>24</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 230.

<sup>25</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 236.

<sup>26</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 236.

<sup>27</sup> BUCHNER P., 1925, *op. cit.*, p. 236.

des premiers symbiotes et de l'organisation qu'ils impliquent ; du côté des Cicadoïdés, on trouvera une certaine labilité et peu de symbiotes (deux ou trois). Cette analyse que fait Buchner, anticipe sur les travaux de Müller qui partira de ces acquis encore un peu généraux et tentera de reconstruire scientifiquement « l'arbre généalogique » de la symbiose chez les Cicadés, sur les critères de forme du symbiocosme et d'espèce des symbiotes.

## **2 - Hans Joachim Müller et la classification des symbioses chez les Cicadidés.**

Hans Joachim Müller est né en 1911<sup>28</sup> ; il a étudié la zoologie à Leipzig, avec Meisenheimer et Buchner. Il acheva ses études en 1938, par la thèse de doctorat en Sciences naturelles. « La dissertation effectuée sous la direction du professeur Buchner, constituait le point de départ de travaux ultérieurs dans le domaine des recherches sur la symbiose et elle exposait le commencement d'une recherche intense sur les Cicadés ; dans les années et les décennies suivantes, cette activité devait éclairer des sujets de recherche essentiels dans les questions écologiques »<sup>29</sup>. Mais, à la fin des années 1930, Müller ne devait pas s'en tenir à ces travaux. « A côté des travaux sur les Cicadés, il entreprit bientôt des recherches de biologie et d'écologie, à l'Institut de pathologie végétale, de l'Université de Bonn, chez le Professeur Blunk »<sup>30</sup>. Il fut ainsi amené à s'intéresser à la biologie des parasites du colza. « Une phase de travail, particulièrement productive commença pour le Professeur Müller en 1948, à l'Institut phytotechnique de l'Académie des Sciences agronomiques, à Quedlinburg. Des recherches sur la question de la capacité de résistance des cultures végétales aux insectes suceurs de sève, furent suivies d'expériences périodiques qui permettaient d'expliquer le cycle de vie de ces insectes »<sup>31</sup>. Il fit donc des travaux sur l'expression du polymorphisme dans les « formes saisonnières » de ces insectes et sur la diapause. « A travers les résultats expérimentaux de ces travaux de recherche, il ouvrit de nouvelles perspectives pour une vaste recherche sur la diapause. Cette activité de recherche, exceptionnellement active et profonde, fut accompagnée de hautes distinctions... »<sup>32</sup>. En 1965, Hans Joachim Müller fut élu membre de l'Académie allemande des Sciences de la nature « Leopoldina » et il obtint la chaire de zoologie spéciale et d'entomologie de l'Université Frédéric Schiller, à Iéna. Il devint professeur émérite en 1977.

En 1949, dans *Biologisches Zentralblatt*, H.J. Müller constate que les relations coopératives entre les Cicadés et les micro-organismes, ont été l'objet de recherches détaillées pendant les

---

<sup>28</sup> Ce scientifique était encore vivant en novembre 2005, puisque la circulaire de la *Deutsche Zoologische Gesellschaft* (132. Rundschreiben, November 2005) annonçait en page 10, son 95<sup>ème</sup> anniversaire pour le 11 novembre 2006.

<sup>29</sup> BÄHRMANN R., 1986, « Professor Doktor Hans-Joachim Müller – 75 Jahre », *Entomologische Nachrichten und Berichte*, 30, 3, 131-139, p. 132.

<sup>30</sup> BÄHRMANN R., 1986, *op. cit.*, p. 132

<sup>31</sup> BÄHRMANN R., 1986, *op. cit.*, p. 132

<sup>32</sup> BÄHRMANN R., 1986, *op. cit.*, p. 132



trois décennies écoulées<sup>33</sup>. De fait, de Buchner (1925) à Müller (1949), de nombreuses espèces symbiotiques furent décrites (environ 370). Une difficulté fut de systématiser les formes de symbiotes en présence dans les différentes espèces et leurs combinaisons. L'auteur a donc consacré une partie de son travail de recherche à cette époque, à explorer la composition symbiotique des Cicadés. La majorité des Cicadés (55 %) sont disymbiotiques, un tiers environ est tri-symbiotique. L'auteur explique que ces formes disymbiotiques sont rencontrées dans toutes les familles à l'exception de trois d'entre elles. Ils représentent à l'époque, 205 espèces connues. Les trisymbiotiques sont 113 espèces, soit 30,5 % des espèces de Cicadés examinées. On trouve aussi des tétra-symbiotiques (16 espèces sur les 369 examinées), 6 penta-symbiotiques et 2 hexa-symbiotiques. « La majorité des Cicadés sont donc polysymbiotiques (92,6 %) contre seulement 7,4 % d'espèces monosymbiotiques »<sup>34</sup>. Ces conclusions supposent un énorme travail expérimental d'identification des symbiotes dans ces espèces, travail auquel fait suite un travail de classement non moins impressionnant. L'auteur définit quatre types de symbiotes : les symbiotes principaux, les symbiotes secondaires, les symbiotes associés et les symbiotes accessoires. Les symbiotes principaux ne sont pas pour autant sans besoin de relations avec d'autres symbiotes : un ou plusieurs symbiotes secondaires et de 1 à 4 symbiotes associés. Les symbiotes principaux sont assimilés à des levures et leur association aux symbiotes secondaires se fait, dans les formes disymbiotiques, avec une forme f chez les Fulgoroidés et une forme a chez les Cicadoïdés. L'analyse de Müller semble conforme à la première systématisation de Buchner, en 1925, avec différentes symbioses possibles impliquant des bactéries et des levures. L'auteur écrit d'ailleurs, au début du texte : « Dans la plupart des cas, les symbiotes étaient indubitablement des bactéries qui se présentent en effet, très souvent, sous des formes hypertrophiées et avec des cycles pléiomorphes. A côté de cela, on trouve des formes H [le symbiote principal] correspondant à des levures et qui ont été reconnues comme des conidies d'Ascomycètes, par Schwarz, en 1924 »<sup>35</sup>. Il semblerait donc que le symbiote principal soit une levure et les symbiotes secondaires, des bactéries, mais ce n'est pas très clair dans cet exposé.

Sur quoi débouche vraiment cette systématisation des symbiotes, selon Müller ? Il s'agit de repérer les différentes combinaisons afin de dresser un arbre phylogénétique probable des Cicadés symbiotiques. L'intérêt est de situer l'apparition des différentes combinaisons symbiotiques dans une perspective évolutive et en comparant leurs caractéristiques. C'est ce que fera l'auteur à la fin de l'article.

Au sujet des Fulgoridés, l'auteur écrit : « Ils se sont développés selon deux séries où, à la place des symbiotes a, entrent en scène les petits symbiotes f, qui sont si caractéristiques chez la plupart des Fulgoridés disymbiotiques. On ne se fait pas facilement une idée du déroulement de cette succession. Avec une ressemblance connue dans l'élaboration du mycétome, on doit compte sur la possibilité que les symbiotes f n'appartiennent pas à une espèce complètement autonome, ou alors, qu'ils représentent une forme particulière de

<sup>33</sup> MÜLLER H.J., 1949, « Zur Systematik und Phylogenie der Zikaden Endosymbiosen », *Biologisches Zentralblatt*, 68, 9-10, 343-368.

<sup>34</sup> MÜLLER H.J., 1949, *op. cit.*, p. 345.

<sup>35</sup> MÜLLER H.J., 1949, *op. cit.*, p. 344.

croissance du symbiote a, qui remplaceraient ces symbiotes. Chez de nombreux Fulgoridés, cela serait une indication de l'incompatibilité de leur présence mutuelle »<sup>36</sup>. L'auteur essaie donc de cerner une évolution possible des formes symbiotiques chez les espèces disymbiotiques : il peut y avoir un remplacement d'un symbiote secondaire par un autre dans le complexe symbiotique. Les regroupements des espèces selon leur profil symbiotique, apparaissent ardues et on entrevoit une phylogénie possible selon des séries symbiotiques. C'est exactement ce qu'écrit l'auteur en conclusion : « A partir des considérations retracées ici, on récapitule donc les hypothèses résultantes de l'arbre généalogique du développement des Cicadés »<sup>37</sup>. Il y aurait donc 5 phases successives. « La réception des premiers symbiotes suppose, apparemment et si on veut bien l'admettre de prime abord, que les symbiotes répandus aujourd'hui de façon convergente aient plus ou moins colonisé des familles spécifiques. On ne peut pas savoir avec précision si une phase monosymbiotique (I) a existé et pendant combien de temps ; par contre, la phase disymbiotique (II) doit s'être développée avec la combinaison (H+a) avant la division dans les familles apparues récemment ; en effet, les formes primaires disymbiotiques se trouvent encore dans presque toutes les familles des Cicadoïdés. La troisième période de développement (III) qui est indiquée par la réception d'un troisième symbiote, peut cependant être initiée par la division des Cicadidés et des Cercopidés, ces familles ne se divisant plus après. Vraisemblablement, cela a dû se produire peu de temps ou pendant la séparation des Jassidés et des Fulgoridés. La quatrième période (IV), qui semble essentiellement correspondre au déploiement des Superfamilles en familles est, à l'opposé des phases de composition qui ont eu lieu jusqu'alors, une période de décomposition, de remaniement et de transformation partielle, afin d'aboutir à la première combinaison trisymbiotique. Sous condition d'une élimination partielle des symbiotes les plus anciens (H et a) et d'une adaptation des symbiotes les plus jeunes (f), la combinaison trisymbiotique produit des combinaisons disymbiotiques secondaires (a+X, X+f, H+f, a+t) dans les superfamilles des Fulgoridés et des Jassidés, capables de produire des espèces nouvelles ; ces diverses symbioses coexistent dans la plupart des familles. A l'exception des cas d'élimination des levures, il peut se produire manifestement, l'arrivée d'un nouveau symbiote peut se produire, dans la plupart des cas, il s'agit d'une substitution par un symbiote plus jeune (B1) ; il en est ainsi chez les Cicadidés et les Cercopidés ; alors, cette quatrième phase est terminée et la cinquième phase débute. Cette cinquième phase débute par un apport nouveau et plus intense d'un ou plusieurs symbiotes accessoires dans tous les genres récents ; elle s'accomplit encore sous nos yeux, spécialement dans les genres encore plastiques et dans le déploiement des formes subalternes (Membracidés, nombreux Fulgoridés) »<sup>38</sup>.

Le texte est complexe mais il présente l'énorme avantage de proposer un modèle phylogénétique d'évolution à partir de l'analyse et de la comparaison des symbiotes. Une difficulté subsistante est que ces divers symbiotes ne sont pas réellement identifiés, H est considéré comme une levure, on suppose que les autres symbiotes sont assimilés à des bactéries. On voit ici que le maître (Buchner) est dépassé par le disciple (Müller) qui, d'une

<sup>36</sup> MÜLLER H.J., 1949, *op. cit.*, p. 364.

<sup>37</sup> MÜLLER H.J., 1949, *op. cit.*, p. 365.

<sup>38</sup> MÜLLER H.J., 1949, *op. cit.*, p. 366.

part, renonce à identifier les espèces par la forme du mycétome mais privilégie le type de combinaison symbiotique ; et qui, d'autre part, laisse tomber l'observation morphologique pour réintégrer les ressemblances et les différences qu'il a repérées, dans un schéma évolutif. Il semble qu'il y ait là un défi épistémologique qui a été relevé. On passe d'une classification qui reste globalement fixiste chez Paul Buchner à une classification phylogénétique chez Hans Joachim Müller. Avec Müller, s'achève pour notre période, l'étude des symbioses chez les Homoptères Cicadés. Nous reproduisons ci-après, une partie de l'arbre phylogénétique proposé par Hans Joachim Müller. Voici les espèces contenues par les catégories, en ce qui concerne les Fulgoroidés :

H+f+B1 : 1 Fulgoridés.

H : 2 Derbidés.

X : 11 Derbidés.

X+f+B1 : 1 Derbidé, 2 Delphacidés.

a+X+B1 : 15 Ciixidés, 6 Fulgoridés, 6 Issidés, 8 Delphacidés, 11 Laternariidés, 2 Ricaniidés, 6 Tettigometridés.

a+X+B1+B2 : 6 Ciixidés, 4 Laternariidés.

a+X+B1+B2+B3 : 1 Ciixidé.



